STU
7437

HARVARD UNIVERSITY

Library of the
Museum of
Comparative Zoology

S-ES-Stuttgart

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Herausgegeben vom
Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Serie B

Geologie und Paläontologie

Nr. 1—21

Schriftleiter:
Gert Bloos

Stuttgart

1972—1976

Die Arbeiten Nr. 1—21 umfassen 1139 Druckseiten und enthalten 104 Tafeln, 243 Abbildungen, 1 Bildnis und 66 Tabellen.

2115
42

S-ES-Stuttgart

Inhalt

Nr. 1—21

Nr.

1 SIEWERT, W.: Schalenbau und Stammesgeschichte von Austern, 57 S., 6 Taf., 12 Abb.; 1972.

2 MÜLLER, W.: Beobachtungen an der hexactinelliden Juraspongie *Pachyteichisma lamellosum* (GOLDF.). 13 S., 3 Taf., 6 Abb.; 1972.

3 ADAM, K. D.: Die mittelpleistozäne Säugetier-Fauna aus dem Heppenloch bei Gutenberg (Württemberg). 247 S., 52 Taf., 29 Abb., 39 Tab.; 1975.

4 ADAM, K. D.: Karl Staesche 70 Jahre. 14 S., 1 Bildnis; 1973.

5 BLOOS, G.: Ein Fund von Seeigeln der Gattung *Diademopsis* aus dem Hettangium Württembergs und ihr Lebensraum. 25 S., 3 Taf., 3 Abb.; 1973.

6 ADAM, K. D.: Die „Artefakte des *Homo steinheimensis*" als Belege urgeschichtlichen Irrens. 99 S., 24 Abb., 22 Tab.; 1974.

7 REIF, W.-E.: Ontogenese des Hautskeletts von *Heterodontus falcifer* (Selachii) aus dem Untertithon. 16 S., 7 Abb.; 1973.

8 WARTH, M.: Über Mineralien und Fossilien der Stuttgarter Kunstkammer. Bemerkenswertes aus Inventarien des 17. und 18. Jahrhunderts. 72 S., 4 Abb.; 1974.

9 ZIEGLER, B.: Über den *Ammonites aporus* OPPEL. 6 S., 7 Abb.; 1974.

10 REIF, W.-E.: *Metopacanthus* sp. (Holocephali) und *Palaeospinax egertoni* S. WOODWARD (Selachii) aus dem unteren Toarcium von Holzmaden. 9 S., 4 Abb.; 1974.

11 ZIEGLER, B.: Über Dimorphismus und Verwandtschaftsbeziehungen bei „Oppelien" des oberen Juras (Ammonoidea: Haploceratacea). 42 S., 2 Taf., 19 Abb.; 1974.

12 MÜLLER, W.: Beobachtungen an der hexactinelliden Juraspongie *Casearia articulata* (SCHMIDEL). 19 S., 4 Taf., 6 Abb.; 1974.

13 FÜRSICH, F. TH.: Corallian (Upper Jurassic) trace fossils from England and Normandy. 52 S., 2 Taf., 36 Abb.; 1974.

14 DIETL, G.: Zur Stratigraphie und Ammonitenfauna des Oberbajocium der westlichen Keltiberischen Ketten (Spanien). 21 S., 3 Taf., 7 Abb., 1 Tab.; 1974.

15 GEISTER, J.: Riffbau und geologische Entwicklungsgeschichte der Insel San Andrés (westliches Karibisches Meer, Kolumbien). 203 S., 11 Taf., 29 Abb.; 1975.

16 NITZOPOULOS, G.: Faunistisch-ökologische, stratigraphische und sedimentologische Untersuchungen am Schwammstotzen-Komplex bei Spielberg am Hahnenkamm (Ob. Oxfordien, Südliche Frankenalb). 143 S., 11 Taf., 18 Abb., 3 Tab.; 1974.

17 WILD, R.: Ein Flugsaurier-Rest aus dem Lias Epsilon (Toarcium) von Erzingen (Schwäbischer Jura). 16 S., 2 Taf., 4 Abb., 4 Tab.; 1975.

18 SAPUNOW, I. G. & ZIEGLER, B.: Stratigraphische Probleme im Oberjura des westlichen Balkangebirges. 47 S., 3 Taf., 14 Abb.; 1976.

19 MÄUSSNEST, O.: Über einige Tuffschlote des südlichen Oberrheingrabens. 9 S., 5 Abb.; 1976.

20 KANT, R.: Variantenbildung bei *Syngastrioceras oblatum* (MILLER & MOORE), eine bautechnische Analyse. 8 S., 5 Abb.; 1976.

21 SCHLATTER, R.: Die Stufe des Lotharingium im unteren Lias des Klettgau (Kanton Schaffhausen, Schweiz). 21 S., 2 Taf., 4 Abb.; 1976.

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Herausgegeben vom

Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Serie B (Geologie und Paläontologie), Nr. 20 Stuttgart 1976

Variantenbildung bei *Syngastrioceras oblatum* (MILLER&MOORE), eine bautechnische Analyse

Von Rüdiger Kant, Tübingen

Mit 5 Abbildungen im Text

Zusammenfassung

Syngastrioceras oblatum-Gehäuse von drei verschiedenen Lokalitäten zeigen einen statistisch signifikanten Unterschied im Gehäusebau während der Juvenil-Stadien. Dies wird als Variantenbildung verschiedener Populationen gedeutet.

Summary

Syngastrioceras oblatum-shells from different localities demonstrate a statistical significant difference during the juvenil growth stages. This will be interpreted as variants of different populations.

1. Einleitung

Die Analyse der intraspezifischen Wachstumsmorphologie von paläozoischen Ammonoideen hat in den vergangenen Jahren wesentlich zum besseren Verständnis des Gehäusebaus und seiner Variabilität beigetragen. Neben dem Nachweis, daß das Wachstum bei paläozoischen Ammonoideen phasenhaft-allometrisch abläuft und dadurch eine Reihe von neuen und berechenbaren Merkmalen liefert, wurde von uns dargelegt, in welcher Weise konstruktionsmorphologische Wachstumsprobleme bautechnisch auf die unterschiedlichste Art seitens des Individuums gelöst werden. Bei der Analyse eines umfangreichen Materials ergab sich, daß verschiedene Arten ähnliche bautechnische Prinzipien anwenden, d. h. in ähnlicher Art und Weise unterschiedliche Phänotypen innerhalb einer Population bilden. Andere konstruktionsmorphologische Besonderheiten hingegen, welche sich vor allem aus dem relativen Wachstum zweier Parameter ergeben, stellen weitgehend signifikante Art-Merkmale dar. Zum Teil gelang es sogar, unterschiedlichen allometrischen Gehäusebau für verschiedene Populationen derselben Art nachzuweisen (KANT, 1973b). Ein exponiertes Beispiel für die Anwendbarkeit der Ergebnisse der Allometrie-Forschung bietet die Gruppe *Syngastrioceras oblatum* (MILLER & MOORE, 1938).

2. Material

Als spezielles Untersuchungsmaterial liegen dieser Arbeit *Syngastrioceras oblatum*-Gehäuse von verschiedenen Lokalitäten zugrunde: 29 Exemplare der Hale Formation (Morrowan) von Washington County (Arkansas), 24 Exemplare der Bloyd Formation (Morrowan) von Boone County (Arkansas) und 20 Exemplare ebenfalls aus der Bloyd Formation und aus Boone County, jedoch von einer anderen Lokalität.

Das Material wurde in dankenswerter Weise von den Herren Professoren W. M. Furnish und B. F. Glenister (Iowa City) sowie Herrn Professor J. H. Quinn (ehem. Fayetteville) zur Verfügung gestellt. Die Bearbeitung ermöglichte im Rahmen von ausgedehnten Untersuchungen der Sonderforschungsbereich 53 „Palökologie" (Tübingen), wofür an dieser Stelle allen Beteiligten gedankt sei.

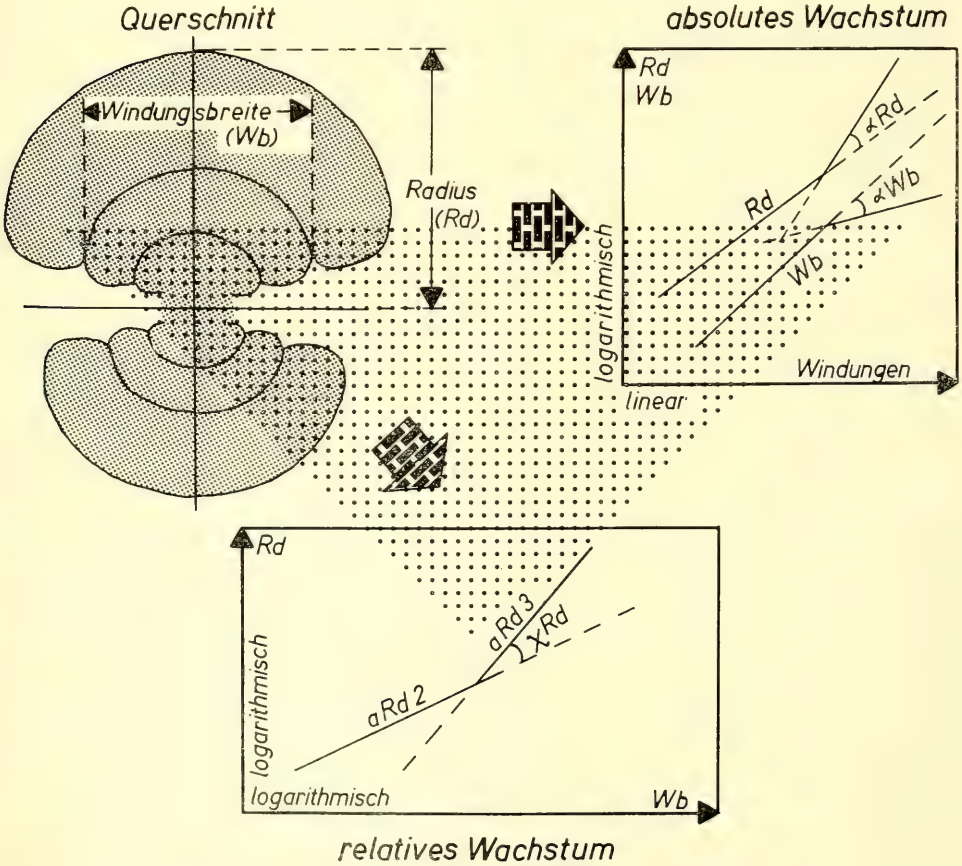

Abb. 1. Schematische Darstellung des absoluten und relativen Wachstums. Die Parameter Gehäuseradius (Rd) und Windungsbreite (Wb) werden logarithmisch gegen die Windungszahlen (n) aufgetragen (absolutes Wachstum). Hierbei können spontane Wachstumsänderungen (αRd, αWb) beobachtet werden. Trägt man beide Parameter logarithmisch gegeneinander auf, so entstehen die Wachstumskurven des relativen Wachstums, wobei Proportionsverschiebungen (χRd) auftreten. Die Steigungen der Geraden (aRd2, aRd3) stellen die Allometrie-Konstanten dar.

Das Belegmaterial befindet sich unter der Sammelnummer 1431 im Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen. Dieser Nummer sind folgende Ziffern hinzuzufügen: 24, 25, 80, 115, 117 und 161.

3. Methodik

Aus plangeschliffenen Querschnitten läßt sich mittels photographischer Vergrößerungen die ontogenetische Entwicklung der Wachstumsparameter ermitteln. Die einzelnen Meßdaten liegen dabei um jeweils 180 Grad auseinander. Stellt man die Parameter Gehäuseradius (Rd) und Windungsbreite (Wb) jeweils gegen die Windungszahl (n) im halblogarithmischen Achsenkreuz dar, so ergeben sich die Wachstumskurven des absoluten Wachstums (Abb. 1). Charakteristisch für das Wachstum beider Größen ist, daß sich die logarithmische Zuwachsrate innerhalb einer Ontogenese ein oder mehrere Male spontan ändert. Derartige Wachstumsänderungen führen im relativen Wachstum beider Parameter meist zu Proportionsverschiebungen, welche sowohl qualitativ als auch quantitativ ausgewertet werden können (Abb. 1). „Meist" deswegen, weil z. B. bei gleichen Wachstumsänderungen der beiden Parameter das Verhältnis beider zueinander im relativen Wachstum erhalten bleibt.

4. Das allometrische Wachstum bei *Syngastrioceras oblatum*

Das relative Wachstum zwischen den Parametern Gehäuseradius (Rd) und Windungsbreite (Wb) verläuft allometrisch-phasenhaft, wobei die einzelnen Stadien voneinander durch Proportionsverschiebungen getrennt werden (Abb. 2). Wie bei zahlreichen paläozoischen Ammonoideenarten besteht auch bei *Syngastrioceras oblatum* die Ontogenese i. d. R. aus drei Wachstums-Phasen. Hierbei erfolgt eine erste Proportionsverschiebung bei ca. 1.5 bis 2.5 Windungen, eine zweite etwa zu Beginn des letzten Gehäusedrittels.

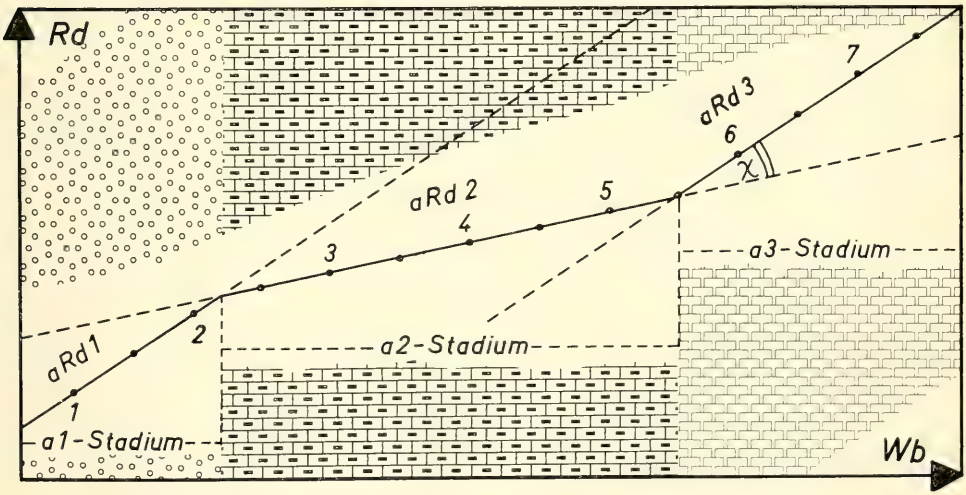

Abb. 2. Das relative Wachstum zwischen Gehäuseradius (Rd) und Windungsbreite (Wb) verläuft bei zahlreichen Ammonoideen-Arten phasenhaft-allometrisch. Die unterschiedlichen Stadien zeichnen sich durch verschiedene Allometrie-Konstanten (aRd1, aRd2, aRd3) aus. Die Zahlen markieren die Windungen.

a. Die spätontogenetische Proportionsverschiebung

Die hier untersuchten Exemplare weisen i. d. R. eine Proportionsverschiebung zwischen Gehäuseradius (Rd) und Windungsbreite (Wb) auf, welche in der zweiten Ontogenesenhälfte, meist zu Beginn des letzten Gehäusedrittels, erfolgt. Wie an einem umfangreichen Material nachgewiesen werden konnte (KANT 1973a u. b), handelt es sich dabei zum einen um ein typisches Merkmal des Adultstadiums, zum anderen um ein für die Systematik bedingt brauchbares errechenbares Merkmal.

Alle drei Gruppen stimmen darin überein, daß die Größe der Proportionsverschiebung, von einer gewissen Streuung abgesehen, mit 7 bis 9 Grad angegeben werden kann (Abb. 3). Nur jeweils einzelne Gehäuse einer Gruppe führen keine Proportionsverschiebung durch wohl aber i. d. R. spontane, sich kompensierende Wachstumsänderungen der Parameter.

Die sich hier anschließende Frage lautet nun: Werden bei allen drei Gruppen die Proportionsverschiebungen auch durch die gleichen Parameteränderungen erzeugt? Hinsichtlich des Wachstumsparameters „Windungsbreite" (Wb) kann dies bejaht werden; die Masse der Exemplare aller drei Gruppen führt eine spontane Änderung von 6 bis 4 Grad durch (hier negativ, da eine Abnahme der Zuwachsrate erfolgt)

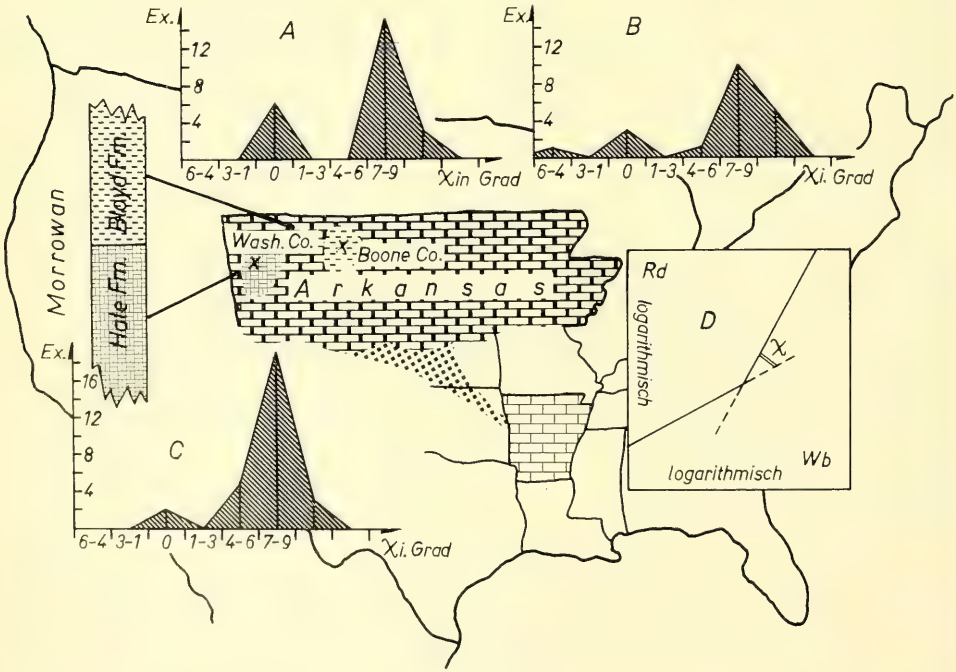

Abb. 3. Die Mehrheit der *Syngastrioceras oblatum*-Gehäuse aller drei Lokalitäten weisen eine gleich große Proportionsverschiebung ($\chi = 7$ bis 9 Grad) im relativen Wachstum von Gehäuseradius (Rd) und Windungsbreite (Wb) auf. A und B: Boone County, Bloyd Formation; C: Washington County, Hale Formation. Auf den Ordinaten wurden die Anzahl der Exemplare, auf den Abszissen die Größe der Proportionsverschiebung, gebündelt zu Klassen von je drei Grad, aufgetragen.

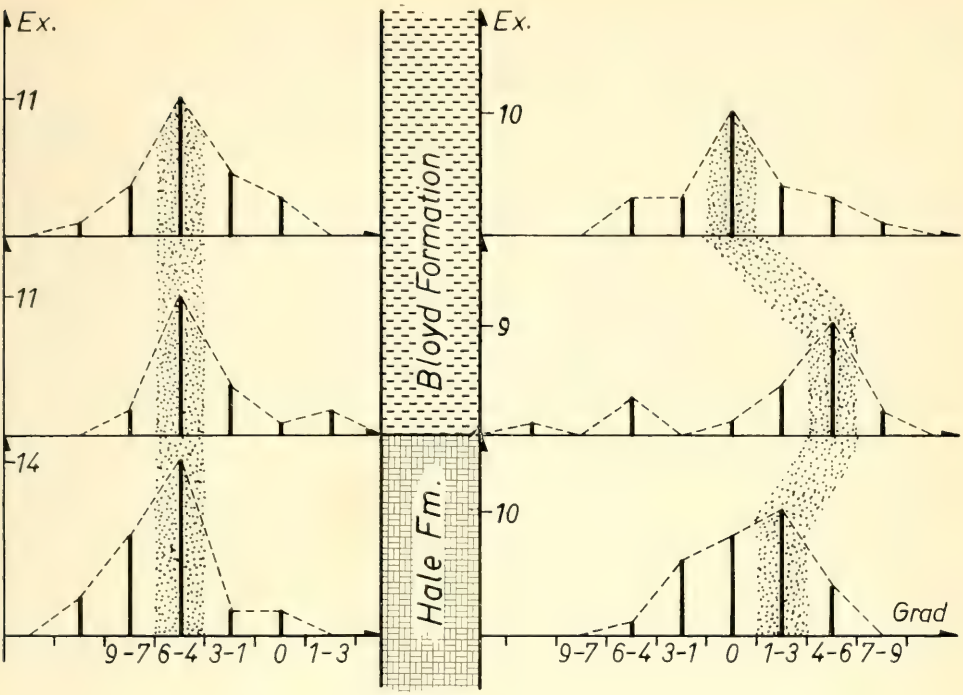

Abb. 4. Spontane Wachstumsänderungen der Parameter Gehäuseradius (Rd) (rechts) und Windungsbreite (Wb) (links). Während die in Grad gemessenen Änderungen der Breite bei allen drei Gruppen im Mittel etwa gleich groß sind, ist dies beim Radius nicht der Fall. Hierin zeigt sich ein gruppenspezifisches Wachstumsverhalten.
Ordinate: Anzahl der Exemplare, Abszisse: In Grad gemessene Wachstumsänderungen; links von Null: Wachstumsabnahme, rechts von Null: Wachstumszunahme.

(Abb. 4, linke Seite). Das Wachstumsverhalten des Gehäuseradius (Rd) ist je nach Gruppe unterschiedlich am Zustandekommen der Proportionsverschiebung beteiligt. Hier kann in der Darstellung (Abb. 4, rechte Seite) leicht ein in der Tendenz gruppenspezifisches Radiuswachstum festgestellt werden. Während bei der einen Gruppe der Bloyd Formation keine oder nur eine sehr geringe Wachstumsänderung erfolgt, tritt bei der anderen Gruppe, von Ausnahmen abgesehen, eine positive Änderung der Zuwachsrate auf.

b. Die frühontogenetische Proportionsverschiebung

Eine frühe Proportionsverschiebung, wie sie bei zahlreichen Goniatiten-Arten auftritt, kann bei *Syngastrioceras oblatum* nur zum Teil beobachtet werden. Während diese bei allen Exemplaren der Hale Formation aus Washington County vorhanden ist, ist dies bei den Gehäusen der Bloyd Formation aus Boone County nur bei einigen der Fall, nämlich bei denen der Lokalität I und auch dort nur bei ca. 50 % der Individuen. Die übrigen 50 % der Lokalität I „verzichten" auf diese Proportionsverschiebung zwischen Gehäuseradius (Rd) und Windungsbreite (Wb) wie auch die Gesamtheit der Exemplare der benachbarten Lokalität II (ebenfalls Bloyd Formation)

(Abb. 5). Bezeichnet man das relative Wachstum von Radius und Breite, welches zwei Proportionsverschiebungen innerhalb einer Ontogenese aufzuweisen hat, als Typ A und das, bei welchem ein frühontogenetischer „Knickpunkt" entfällt, als Typ B, so können wir feststellen, daß Typ A in der älteren Hale Formation vorkommt und nur noch teilweise in der jüngeren Bloyd Formation, wohingegen die meisten Exemplare der Bloyd Formation dem Typ B angehören (Abb. 5).

5. Interpretation des Befundes

Wie die vorhergehenden bautechnischen Untersuchungen ergeben haben, bestehen zwischen allen drei Gruppen Unterschiede, zum einen im adulten Stadium, welche sich jedoch als nicht-signifikant im Sinne der Statistik herausstellten, zum anderen aber auch in der juvenilen Wachstums-Phase. Diese frühontogenetischen Differenzierungen können als signifikant angesehen werden, da sie lediglich ein Vorhandensein oder Nicht-Vorhandensein eines Merkmals ausmachen.

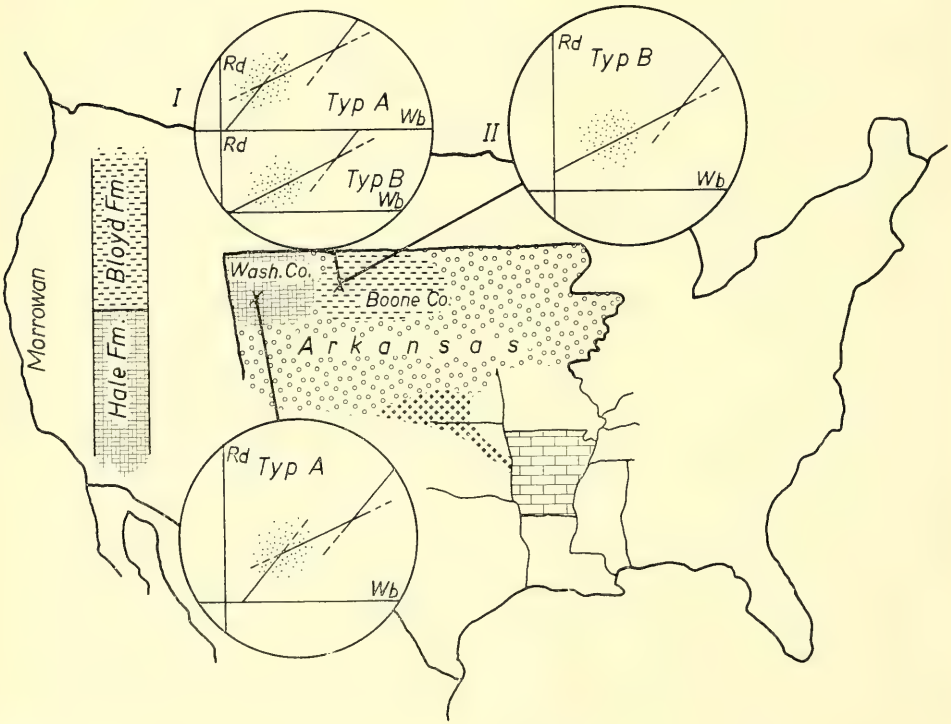

Abb. 5. Während die Exemplare von Washington County (Hale Formation) grundsätzlich im Verlauf der Ontogenese zwei Proportionsverschiebungen im relativen Wachstum von Gehäuseradius (Rd) und Windungsbreite (Wb) aufweisen (Typ A), ist dies bei denen aus Boone County (Bloyd Formation) nur z. T. der Fall. Eine frühontogenetische Proportionsverschiebung (punktiert) — charakteristisch für Typ A — findet man nur bei ca. 50 % der Exemplare der Lokalität I. Die übrigen 50 % wie auch die Gesamtheit der Exemplare der Lokalität II führen eine derartige Proportionsverschiebung nicht durch (Typ B).

Die Lokalitäten aller drei Gruppen gleichen faziell einander. Lithologisch handelt es sich bei beiden Lokalitäten der Bloyd Formation um sandig bis siltigen, teilweise konglomeratischen Kalkstein, welcher in Riffnähe sedimentiert wurde (Mc CALEB 1968, 11 f.). Die Fundstätte der Hale Formation besteht aus konglomeratischem Kalkstein, welcher unmittelbar über Schiefern ansteht (QUINN 1969, 183 ff.). Stratigraphisch sind alle drei Lokalitäten sicher einzuordnen. Während die der Bloyd Formation dem Brentwood Member (älteste Einheit der Bloyd Formation) angehören, zählt der Fundort in der Hale Formation zum Cane Hill Member (älteste Einheit der Hale Formation), wobei die oben erwähnten Schiefer im Liegenden gut datierbar sind und daher sicher als Fayetteville Formation angesehen werden können.

Die Gehäuse sind z. T. zerbrochen (so ist z. B. Wohnkammererhaltung selten), jedoch nicht aufgearbeitet (Mc CALEB 1968, 11; QUINN 1969, 185). Die Füllung besteht aus umgebendem Sediment und auskristallisiertem Kalzit, wobei oft 6 bis 7 Windungen auskristallisiert sind, nahezu immer jedoch die ersten Windungen und eine Nabelöffnung. Die Richtung der „Wasserwaagen" liegt überwiegend in der Diametralebene. Aus allen diesen Indizien ergibt sich, daß trotz Bewegtwasserfazies und des damit verbundenen möglichen Gehäusetransports mit einer raschen und wohl auch endgültigen Einbettung gerechnet werden darf. Unterschiedliche Verdriftung und Sortierung auf Grund verschiedener Gehäusegrößen scheidet aus, da alle drei Gruppen hinsichtlich Durchmesser und Breite eine annähernd gleiche Verteilung aufweisen. Es wird daher gefolgert, daß es sich bei den drei Gruppen um ehemalige Populationen handelt, wobei lediglich die beiden Gruppen der Bloyd Formation evtl. in gegenseitigem Kontakt gewesen sein könnten.

Als E r g e b n i s ergibt sich also folgendes: 1. Die Existenz von V a r i a n t e n innerhalb einer Art kann mittels einer Analyse der Konstruktionsmorphologie festgestellt werden. Zum einen handelt es sich um zeitgleiche Varianten, zum andern um solche verschiedener Formationen. 2. Eine über eine Formationsgrenze hinweg existierende Art kann jetzt, zumindest mit den Methoden der Statistik, zur stratigraphischen Grenzziehung mit herangezogen werden. Gerade im Grenzbereich der Hale-Bloyd Formation könnte dies von besonderer Bedeutung sein.

L i t e r a t u r

FURNISH, W. M. & SAUNDERS, W. B. (1971): Ammonoids from the middle Chester Beech Creek Limestone, St. Clair County. — Paleont. Contr. (Univ. Kansas), **51**/1, 1—14; USA.

KAESLER, R. L. & WATERS, J. A. (1972): Proloculus size and natural selection in *Triticites ventricosus* (Fusulinacea). — J. Paleont., **46**/3, 360—363; Tulsa/Okla.

KANT, R. (1973): Allometrisches Wachstum paläozoischer Ammonoideen: Variabilität und Korrelation einiger Merkmale. — N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **143**, 153—192; Stuttgart. — [1973a]

— (1973): Untersuchungen des allometrischen Gehäusewachstums paläozoischer Ammonoideen unter besonderer Berücksichtigung einzelner „Populationen". — N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **144**, 206—251; Stuttgart. — [1973b]

KERMACK, K. A. & HALDANE, J. B. S. (1950): Organic correlation and allometry. — Biometrika, **37**, 30—41; Cambridge, Engl.

McCALEB, J. A. (1968): Lower Pennsylvanian Ammonoids from the Bloyd Formation of Arkansas and Oklahoma. — Geol. Soc. Amer., **96**, 1—123; Boulder/Colorado.

QUINN, J. H. (1969): Biostratigraphy of the Morrow Group of northern Arkansas. — Ark. Acad. Sci. Proc., **23**, 183—191; USA.

— & SAUNDERS, W. B. (1968): The ammonoids *Hudsonoceras* and *Baschkirites* in the Morrowan Series of Arkansas. — J. Paleont., **42**/2, 397—402; Tulsa/Okla.

Anschrift des Verfassers:
Dipl.-Geol. Dr. Rüdiger Kant, Geol.-Paläont. Institut der Universität,
D-7400 Tübingen 1, Sigwartstraße 10.

Anhang

Herkunft des Materials

(1) Hale Formation, Cane Hill Member; Lok.: Railroad cut east of campus, Fayetteville, Washington County, Arkansas; bestimmt von: J. H. Quinn.

(2) Bloyd Formation, Brentwood Member; Lok.: No. 99 von Quinn, Gaither Mountain, near Harrison, Boone County, Arkansas; bestimmt von: J. H. Quinn.

(3) Bloyd Formation, Brentwood Member; Lok.: E side of Gaither Mountain, 7 mi. on Highway 43 from Harrison, Boone County, Arkansas; bestimmt von: J. A. McCaleb bzw. M. Gordon.

Acme
Bookbinding Co., Inc.
100 Cambridge St.
Charlestown, MA 02129

ERNST MAYR LIBRARY
3 2044 114 276 470

Date Due

~~APR 30 1995~~	